

イネの根におけるナトリウムイオン排除率と蒸散量の変化が地上部ナトリウム含有率に及ぼす影響

榎原 大悟・津田 誠・平井 儀彦

(応用植物機能学講座)

Changes of Rice Sodium Content due to Sodium Exclusion and Transpiration under Salinity

Daigo Makiyara, Makoto Tsuda and Yoshihiko Hirai

(Department of Applied Plant Science)

The relationship between sodium contents of tops and transpiration rates was studied in two rice varieties with different sodium exclusion rates in roots; Kala-Rata 1-24 (KR1; low exclusion rate) and IR28 (high exclusion rate). Seedlings at 7th leaf stage grown in culture solution were subjected to saline water (100mM sodium chloride) and transpired for 12 hours. Various transpiration rates were obtained under different humidity, light intensity and temperature conditions. Transpiration stream concentration factor of Na^+ (TSCF Na^+), which denotes the sodium exclusion rate in the root, decreased with increase in the transpiration rate. TSCF Na^+ was lower in IR28 than in KR1 at the same transpiration rate under different humidity and light intensity conditions. On the other hand, TSCF Na^+ was lower in KR1 than in IR28 under different temperature conditions. There were no differences in the sodium exclusion rates at high transpiration rates. Sodium contents of tops initially increased with the transpiration rates but afterwards decreased with the transpiration rates. Sodium contents of tops were higher in KR1 than in IR28 at low transpiration rates under high humidity and low light intensity conditions, but it was higher in IR28 under low temperature conditions. There were no varietal differences in the sodium contents of tops at high transpiration rates. These results indicated that the varietal differences in sodium exclusion rates were detectable at low transpiration rates and affected the sodium contents of tops, but there were no differences in the sodium contents of tops at high transpiration rates.

Key words : Rice (*Oryza sativa*. L.), Sodium content, Sodium exclusion, Transpiration rate, Transpiration stream concentration factor.

緒 言

イネでは、ナトリウム (Na) 含有率が高いほど光合成速度^{5,14)}、苗の生存率²⁾および相対生長速度^{1,13)}が低下することから、塩ストレス下における体内 Na 含有率の品種間差異に着目した研究が進められてきた。しかし、塩ストレスに対する体内 Na 含有率の品種

による反応は、研究によって異なる。Makiyara ら⁷⁾は、幼苗期に Na 含有率が異なるとされる品種を成熟まで栽培したところ、Na 含有率に大きな差異を見いださなかった。また、Makiyara ら⁷⁾の研究で Na 含有率が低かった品種が、森田ら⁸⁾の研究では高かつ

Received October 1, 1999

た。

イネは、根においてナトリウムイオン (Na^+) を分離排除する能力をもち、その程度は品種によって異なる^{10,11,12)}。この能力は体内に入り込む水の Na^+ 濃度に影響を与えるが、体内に取り込まれる Na^+ の量は、流れる水の総量にも影響される。すなわち、イネの Na 含有率は、蒸散量と蒸散流に含まれる Na^+ 濃度によって決まり、後者は根における Na^+ 排除率によって変わる。蒸散と排除率はいずれも環境条件によって変わると考えられ、それによって体内 Na 含有率も変わるであろう。したがって、研究によって Na 含有率の反応が異なるのは、両者の相互作用によると考えられる。しかし、蒸散量と Na^+ 排除率の変化が体内 Na 含有率にどのように影響を与えるのかは知られていないので、本研究で調べた。

材料と方法

実験には、インド型のイネ品種 Kala-Rata 1-24 (以下 KR1 と略記) および IR28 を供試した。根における Na^+ 排除率は、KR1 よりも IR28 の方が高い^{10,11,12)}。なお、国際稲研究所 (IRRI) の 0.5% NaCl 条件下における生存率を基準とした検定試験において、KR1 は耐塩性品種、IR28 は感受性品種に分類されている^{3,4)}。種子は、30℃に設定した恒温器内で2日間催芽し、ハトムネ状態とした。ガラス室内においた容量5Lのプラスチックバットに水道水を満たし、これに浮かべたサランネット上に催芽籾を播種し、2葉期まで育てた。2葉期から3葉期までは1/2濃度の木村氏B液で栽培した。3葉期に穴を開けた発泡スチロール板の各穴に1個体ずつ移植し、容量40Lのプラスチックバットに満たした木村氏B液に浮かべて水耕した。培養液の交換は1週間毎に行い、培養液のpHは2日毎に1規定のKOHおよび HNO_3 を用いてpH 5.3から5.5の範囲内に調整した。

7葉期の個体を表面を黒く塗った容量250mlのプラスチックボトルに1個体ずつ移植した。容器内の木村氏B液に NaCl を濃度100mMとなるように添加し、全体の重さを測定した。プラスチックボトルに植えられた植物体を異なる気象条件下に12時間置き、再びボトル全体の重さを測定した。そして、12時間の重量変化を蒸散量とした。蒸散量は、(a)湿度、(b)光強度、(c)気温を変えることによって変化させた。

(a)では、気温を28℃、光強度を30,000luxに設定したグロースキャビネット内で、相対湿度を45% (低湿度区) および90% (高湿度区) に設定した。(b)では、気温を28℃に設定した光合成測定室で、寒冷紗を用いて遮光し光強度を60,000luxから0luxまでの8段階に設定した。(c)では、光強度を30,000lux、相対湿度を約60%に設定したグロースキャビネット内で、気温を10℃から40℃までの6段階に設定した。

蒸散量を測定してから、個体毎に葉身、葉鞘、根に分け、葉面積、部位別乾物重ならびに Na 含有率を測定した。なお、茎は葉鞘に含めた。 Na の分析は前報⁶⁾と同じで、粉碎試料を熱湯抽出した溶液をイオンクロマトグラフ (島津 HIC-6A) で分析した。

これらの測定値から、蒸散流中の Na^+ 濃度 (D_p , mg g^{-1}) と培地中の Na^+ 濃度 (D_s , mg g^{-1}) の比を示す係数、蒸散流 Na^+ 濃度係数 (TSCF Na^+ : Transpiration Stream Concentration Factor of Na^+) を算出した。

$$\text{TSCFNa}^+ = D_p/D_s \quad \cdots \cdots \cdots \text{①}$$

D_p は測定期間における地上部 Na の増加量を蒸散量で割って求めた。

TSCF Na^+ は、1以下の場合には培地の濃度よりも蒸散流中の濃度が低いこと、小さいほど根における Na^+ 排除率が高いことを意味する。TSCF Na^+ は蒸散速度の増加にともなって指数関数的に減少する^{10,11,12)}。蒸散速度を x 、TSCF Na^+ を y とすると、

$$y = ae^{bx} \quad \cdots \cdots \cdots \text{②}$$

a および b は定数、 e は自然対数の底である。地上部 Na 含有率 $f(x)$ は、 x の関数で培地の Na^+ 濃度を c (mg g^{-1}) とすると、①と②から、

$$f(x) = cxa^{bx} \quad \cdots \cdots \cdots \text{③}$$

で表せる。測定データから得た TSCF Na^+ の回帰式に基づき、定数 a および b を決定し、蒸散速度が変化した場合の地上部 Na 含有率を③から求めた。

結 果

蒸散速度は、同一条件下では IR28 の方が KR1 よりも大きかった (Fig. 1)。蒸散速度は、IR28 と KR1 の両品種において低湿度区よりも高湿度区で低く、塩ストレスによって抑制された。IR28 では、塩

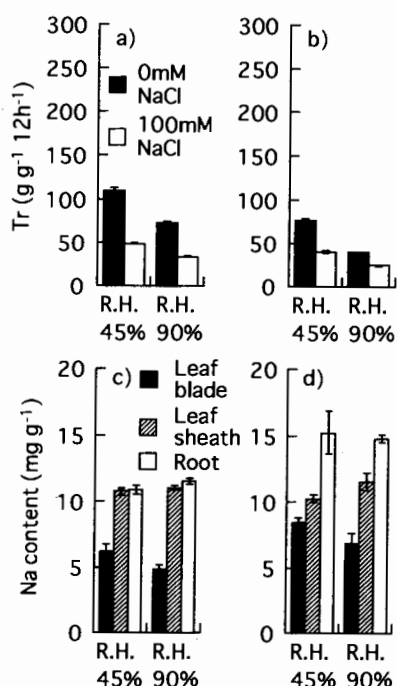


Fig. 1 Transpiration rate (Tr) and sodium (Na) content in IR28 (a and c) and Kala-Rate 1-24 (b and d) subjected to saline water (100mM NaCl) for 12 hours under 45% (R.H. 45%) and 90% (R.H. 90%) of relative humidity.

Vertical bars indicate standard error.

ストレスによる蒸散速度の抑制は、低湿度区と高湿度区の両区で変わらず、約55%であった。KR 1の蒸散速度は、塩ストレスによって高湿度区で37%抑制され、低湿度区では、より大きく48%抑制された。Na含有率は、IR28では、葉身で葉鞘と根よりも小さく、KR 1では、葉身で最も小さく葉鞘、根の順に大きかった。各部位のNa含有率は、湿度の違いによって変わらなかった。

蒸散速度は、IR28とKR 1でともに光強度が強いほど大きくなるとともに塩ストレスによって抑制された (Fig. 2)。塩ストレスによる抑制は光強度が150 lux以下ではわずかであったが、光強度が大きいと蒸散速度は塩ストレスによって半減した。同じ光強度での蒸散速度は、塩処理にかかわらずKR 1よりもIR28のほうが高かった。KR 1の葉身のNa含有率は、光強度にかかわらず10 mg g^{-1} ほどであった。KR 1の葉鞘のNa含有率は光強度が強くなると高まった。IR28では、葉鞘のNa含有率は光強度によって変わらなかったが、葉身のNa含有率は3.4 mg g^{-1} から7.0 mg g^{-1} までの変異があり、光強度が増大するほど小さくなった。低光強度で蒸散速度が低

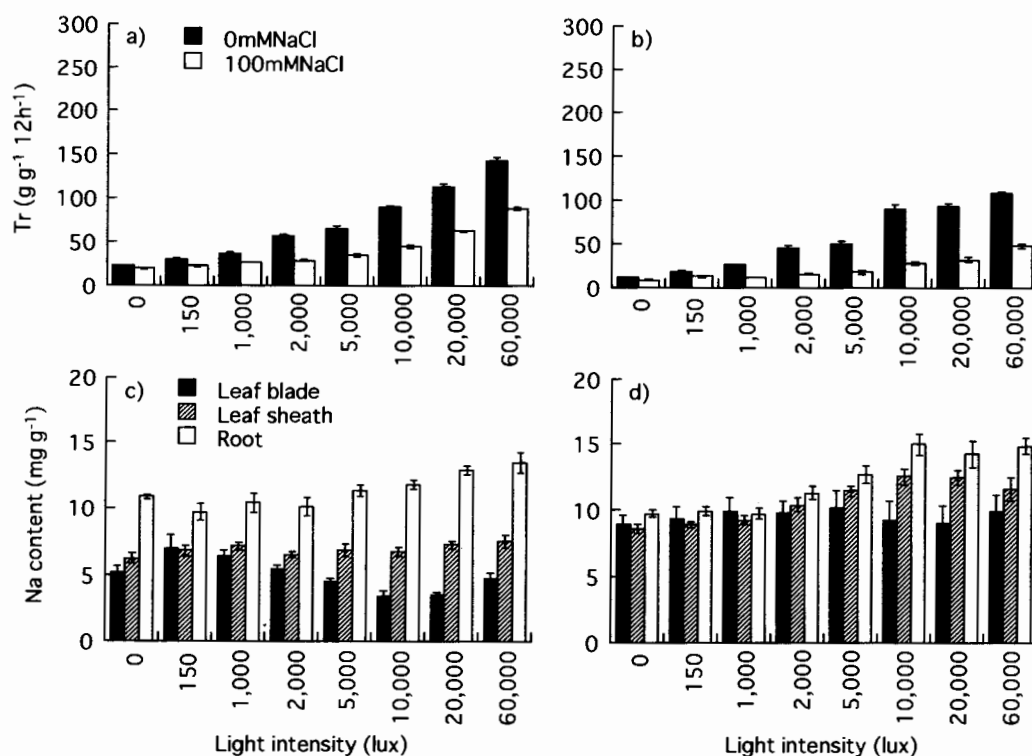


Fig. 2 Transpiration rate (Tr) and sodium (Na) content in IR28 (a and c) and Kala-Rate 1-24 (b and d) subjected to saline water (100mM NaCl) for 12 hours under different light intensities.

Vertical bars indicate standard error.

いときには、葉身と葉鞘の Na 含有率は大差なかったが、光強度が高まり蒸散速度が増大すると、葉鞘に対して葉身の Na 含有率は低くなった。根の Na 含有率は光強度が大となるほど増大するのが両品種で認められた。また、根の Na 含有率は葉身と葉鞘のそれより高かった。

蒸散速度は両品種ともに温度が低いほど減少するとともに、塩ストレスによって抑制され、その抑制程度は低温ではわずかであったが、高温では大きかった (Fig. 3)。同じ温度での蒸散速度は、両者で大差なかった。部位別 Na 含有率は温度の違いによって変化した。葉鞘および根の Na 含有率は両品種とも温度が高いほど高かった。葉身の Na 含有率は、IR28 では 35℃ までは温度が高いほど低かったが 40℃ で最も高くなった。一方、KR1 の葉身の Na 含有率は、15℃ および 35℃ で低かったが、一定の傾向は認められなかった。低温条件で蒸散速度が低いときには、葉身と葉鞘の Na 含有率は大差なかったが、高温条件で蒸散速度が増大すると、葉鞘に対して葉身の Na 含有率は低くなった。

蒸散速度と TSCFNa⁺ との関係を Fig. 4 にまとめた。湿度を変えた場合、蒸散速度が高いほど TSCF-

Na⁺ は低下した (Fig. 4 a)。TSCFNa⁺ は、蒸散速度が 50 g g⁻¹ 12 h⁻¹ 以下では、IR28 の方が KR1 よりも小さかった。例えば、蒸散速度が 20 g g⁻¹ 12 h⁻¹ のとき、TSCFNa⁺ は IR28 で 0.24、KR1 で 0.28 だった。蒸散速度が高いときの TSCFNa⁺ には、品種による違いはなかった。

光強度を変えた場合、蒸散速度が高いほど TSCFNa⁺ は低下し、Na⁺ 排除率が高まった (Fig. 4 b)。同一蒸散速度における TSCFNa⁺ の値は、IR28 の方が KR1 よりも小さく、Na⁺ 排除率は IR28 の方が KR1 よりも高かった。例えば、蒸散速度が 20 g g⁻¹ 12 h⁻¹ のとき、TSCFNa⁺ は IR28 で 0.22、KR1 で 0.39 と IR28 の方が小さかった。ただし、蒸散速度が高い場合の TSCFNa⁺ は、KR1 では値が得られなかったものの、回帰曲線からみて両品種に大差はないようにみえた。

温度を変えた場合は、逆に KR1 の Na⁺ 排除率の方が高かった (Fig. 4 c)。蒸散速度が 20 g g⁻¹ 12 h⁻¹ のとき IR28 の TSCFNa⁺ は 0.22 であったのに対して KR1 のそれは 0.10 であった。なお、これらの値は、10℃ と 15℃ など温度の低い条件下での値であった。しかし、蒸散速度が 80 g g⁻¹ 12 h⁻¹ 以上のと

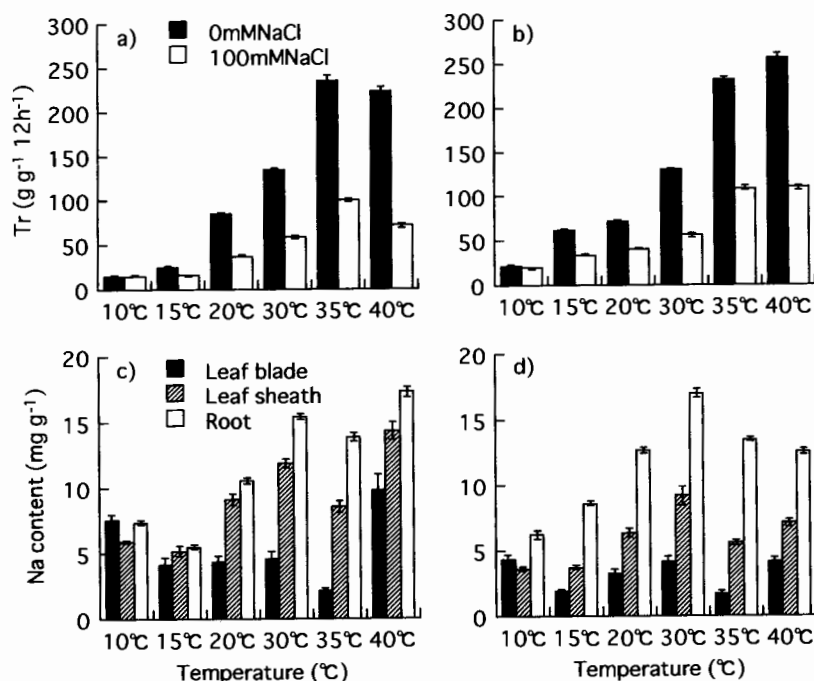


Fig. 3 Transpiration rate (Tr) and sodium (Na) content in IR28 (a and c) and Kala-Rata 1-24 (b and d) subjected to saline water (100 mM NaCl) for 12 hours under different temperatures.

Vertical bars indicate standard error.

きには, TSCFNa^+ は 2 品種ともに $0.04 \sim 0.06$ であり, 品種間差異は認められなかった. この TSCFNa^+ 値は, 光強度を変えた実験で得られた値と同程度であった.

地上部 Na 含有率は, 蒸散速度の増加にともない高くなるが, さらに蒸散が大となると減少した (Fig. 5). 空気相対湿度を変えた場合には, IR28 では, 蒸散速度 $40 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ のときに地上部の Na 含有率は最大値 10.2 mg g^{-1} になり, KR 1 では $34 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ のときに最大値 10.2 mg g^{-1} に達した (Fig. 5 a). 蒸散速度の変化にともなう地上部 Na 含有率の変化は両品種で大差なかった.

光強度を変えた場合には, IR28 では, 蒸散速度 $46 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ のときに地上部の Na 含有率は最大値 7.8 mg g^{-1} になり, KR 1 では $26 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ のときに最大値 12.3 mg g^{-1} に達した (Fig. 5 b). Na^+ 排除率に大きな違いが見られた蒸散速度 $20 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ で

は, IR28 の Na 含有率は KR 1 のその半分であった. 蒸散速度の増加にともなう Na 含有率の低下は KR 1 の方が大きかったため, 蒸散速度が大きいときには, Na 含有率の品種間差異は小さかった. 蒸散速度 $64 \text{ g g}^{-1} 12 \text{ h}^{-1}$ のときの Na 含有率は両品種ともに 7.4 mg g^{-1} で, 同じ値となった.

温度を変えた場合でも, 蒸散速度と地上部の Na 含有率との関係は品種で異なった (Fig. 5 c). この場合 KR 1 の Na 含有率の方が IR28 のそれより小さく, Na^+ 排除率が KR 1 で大きかったこと (Fig. 4 c) と対応していた. 蒸散速度が大きいところでは, Na 含有率は 2 品種で変わらなかった. 以上のように Na^+ 排除率が大きいと Na 含有率が小さくなるが, Na 含有率の品種間差は蒸散速度が大きくなるにしたがいほとんどなくなった.

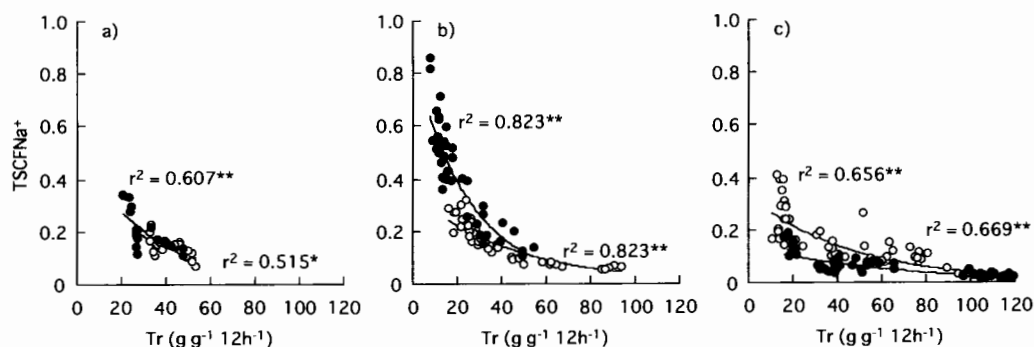


Fig. 4 Relationship between transpiration rate (Tr) and transpiration stream concentration factor of Na^+ (TSCFNa^+) in IR28 (\circ) and Kala-Rata 1-24 (\bullet) subjected to saline water (100 mM NaCl) for 12 hours under different humidities (a), light intensities (b) and temperatures (c).

*, ** Significant at the 0.05 and 0.01 levels of probability, respectively.

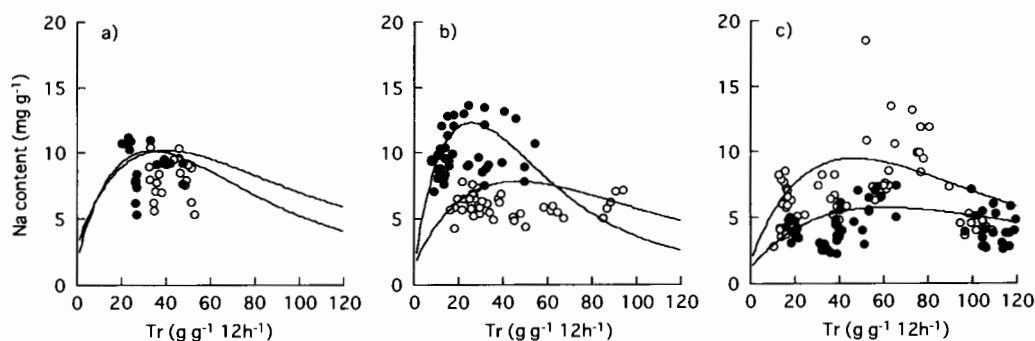


Fig. 5 Relationship between transpiration rate (Tr) and sodium (Na) content of tops in IR28 (\circ) and Kala-Rata 1-24 (\bullet) subjected to saline water (100 mM NaCl) for 12 hours under different humidities (a), light intensities (b) and temperatures (c).

— : simulation curve of top sodium content.

考 察

これまでの報告^{10,11,12)}と同様に TSCFNa⁺ は、蒸散速度の増加にともない低下すること、すなわち Na⁺ 排除率の増加が認められた (Fig. 4)。蒸散速度が小さいときには、蒸散速度の増加による Na⁺ 吸収増の方が、Na⁺ 排除率の増加を上回るため、地上部 Na 含有率は、蒸散速度が大となるほど増加した (Fig. 5)。さらに蒸散速度が増加すると Na⁺ 排除率が大きくなるため、地上部 Na 含有率はかえって低くなることが分かった。また、蒸散速度が同じであれば、Na⁺ 排除率が高いほど、地上部 Na 含有率が低いことから、Na⁺ 排除率の違いが実際 Na 含有率を変えた。ただし、蒸散速度が高い場合には、Na⁺ 排除率の違いが小さいため、地上部 Na 含有率は大差なくなった。

同じ環境条件下で起こる蒸散速度の違いは、Na 含有率を変えるようだ。本研究で、環境条件が同じであっても、Na 含有率が品種で異なることが見いだされた (Fig. 2, 3)。これらの場合、蒸散速度が高いほど Na 含有率が小さかった。したがって、蒸散速度の違いは、Na 含有率に強く影響を及ぼすものと考えられた。

体内 Na 含有率の品種間差異は、苗の生存率検定試験などの植物体が枯死するような、蒸散速度の低い条件で見い出されてきた²⁾。一方、体内 Na 含有率に大きな差が見られなかったのは、植物体が成熟するまで栽培され、蒸散していたと考えられる研究であった^{7,8)}。体内 Na 含有率の品種間差異は、蒸散速度の低いときに大で、高いときに小であることから、これらの研究の不一致は、蒸散速度の差によるであろう。

Na⁺ 排除率の品種間差異は、湿度および光条件を変えたときと温度条件を変えたときで逆であった (Fig. 4)。これは、気象条件が異なると品種の Na⁺ 排除率が変わることを示している。自然条件下では、蒸散速度を変える要因である気温、日射量、湿度などが同時に変化している。したがって、Na⁺ 排除率の品種間の違いは、刻々と変化し、時には逆転すると推測される。Na⁺ 排除率の違いは Na 含有率の差に反映されるので、Na 含有率の品種間差異もまた生育条件によって変わるであろう。このため、制御された環境で見いだされた Na 含有率の品種間差異と自

然条件下で成熟まで長期間にわたって栽培した植物における Na 含有率の品種間差異とが一致しないと考えられた。以上のように、研究により体内 Na 含有率の反応が異なるのは、蒸散速度が研究ごとに異なること、根における Na⁺ 排除率が気象条件によって変わることによると考えられた。

蒸散の増大にともなう Na 含有率の低下は、地上部全体ばかりでなく、葉身においても認められた (Fig. 2, 3)。Na 含有率は蒸散が増えるほど葉身で低下するが、葉鞘ではかえって増大していた。すなわち、蒸散とともに Na⁺ を葉鞘に保持し、葉身への移行が抑制されていた。これは、根における Na⁺ 排除とよく似ている。このことから、葉身への Na⁺ 移行は根ばかりでなく葉鞘でも抑制されると考えられた。葉鞘における Na⁺ 排除あるいは体内に入った Na の分布については、今後研究する必要がある。

塩ストレス下において、アポプラスティックフローを通じた体内への Na⁺ の侵入を抑えるには、気孔を閉じることで蒸散を抑え吸水量そのものを下げなければならない⁹⁾とする考えがある。イネが旺盛に生長を続けるためには、気孔を十分に開き、光合成を行わなければならない。必然的に蒸散も旺盛になる。このことは塩ストレス下においても同様であり、したがって、塩ストレス下において、生長を維持することは、Na⁺ の吸収を抑制することと両立しないように見える。本研究の結果は、塩ストレス下において、蒸散速度を高く維持するイネで、体内 Na 含有率が低くなることを示している。したがって、塩ストレス下で蒸散速度を高くすることによってイネの生育を改善できると考えられた。

要 約

蒸散速度の変化にともなう地上部 Na 含有率の変化を根における Na⁺ 排除率の異なるイネ2品種；Kala-Rata 1-24 (KR1；Na⁺ 排除率低) および IR28 (Na⁺ 排除率高) について調べた。苗を7葉期まで水耕栽培し、水耕液に塩化ナトリウム100mMを加え12時間蒸散させた。蒸散速度は、相対湿度、光強度および気温を変えることによって変化させた。根における Na⁺ 排除率を示す蒸散流 Na⁺ 濃度係数 (TSCFNa⁺) は、蒸散速度が高いほど低下した。TSCFNa⁺ は、湿度および光強度を変えた場合は、IR28の方がKR1よりも小さく、Na⁺ 排除率はIR28

の方が高かったが、温度を変えた場合では、Na⁺ 排除率は KR 1 の方が IR28 よりも小さかった。蒸散速度が高い場合の Na⁺ 排除率は、両者で変わらなかった。地上部 Na 含有率は、蒸散速度の増大にともない、一旦増加し、その後低下した。地上部 Na 含有率は、高湿度および弱光によって蒸散速度が小さい場合は、KR 1 の方が大きかったが、低温によって蒸散速度が小さい場合では、IR28 の方が大きかった。地上部 Na 含有率は、蒸散速度が大きくなるにしたがい品種による差はほとんどなくなった。以上の結果から、Na⁺ 排除率の違いは蒸散速度の小さいときに存在し、品種の地上部 Na 含有率に影響を与えるが、蒸散速度が大きいと Na⁺ 排除率の違いは小さく、Na 含有率に影響を与えないことが分かった。

文 献

- 1) Akita, S. and G.S. Cabuslay : Physiological basis of differential response to salinity in rice cultivars. *Plant and Soil*, **123**, 277-294 (1990)
- 2) Flowers, T.J., and A.R. Yeo : Variability in the resistance of sodium chloride salinity within rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *New Phytol.*, **88**, 363-373 (1981)
- 3) International Rice Research Institute : Adverse soils tolerance. Annual Report for 1986. pp. 122-139, IRRI, Los Baños (1986)
- 4) International Rice Research Institute: Adverse soils tolerance. Annual Report for 1987. pp. 134-144, IRRI, Los Baños (1987)
- 5) Maegawa, H., E. Usui, N. Uchida, T. Yamada and T. Yamaguchi : Studies on the mechanism of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Relation between salt content and photosynthesis. *Japan. J. Trop. Agr.*, **31**, 92-98 (1987)
- 6) 榎原大悟・津田 誠・平井儀彦・黒田俊郎 : 生殖生長期の異なる生育時期における塩水灌漑によるイネの収量低下. 日作紀, **68**, 印刷中 (1999)
- 7) Makihara, D., M. Tsuda, M. Morita, Y. Hirai and T. Kuroda : Effect of salinity on the growth and development of rice (*Oryza sativa* L.) varieties. *Japan. J. Trop. Agr.*, in press (1999)
- 8) 森田美穂・津田 誠・榎原大悟・平井儀彦 : 塩ストレス下のイネにおける白穂の発生について. 日作紀, **68** (別 1), 112-113 (1999)
- 9) 間藤 徹 : 高等植物の耐塩性機構. *植物細胞工学*, **3**, 268-272 (1991)
- 10) Naito, H., M. Tsuchiya and S. Kumano : Physiological response to salinity in rice plant. II. Effect of transpiration and root respiration on sodium uptake in NaCl-treated rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.*, **63**, 320-325 (1994)
- 11) 土屋幹夫・内藤 整・江原 宏・小合龍夫 : 塩分濃度に対するイネの生理反応に関する研究 第 1 報 蒸散と Na⁺ の吸収移行の関係について. 日作紀, **61**, 16-21 (1992)
- 12) Tsuchiya, M., H. Naito, Y. Takagi and S. Kumano : Salt exclusion rate in rice roots in relation to ion species. *Sci. Rep. Fac. Agr. Okayama Univ.*, **82**, 17-23 (1993)
- 13) 山内益夫・前田吉広・長井武雄 : 耐塩性の品種間差とナトリウムの吸収・移行特性との関係 (1) イネ. 土肥誌, **58**, 591-594 (1987)
- 14) Yeo, A.R., S.J.M. Caporn and T.J. Flowers : The effect of salinity upon photosynthesis in rice (*Oryza sativa* L.): gas exchange by individual leaves in relation to their salt content. *J. Exp. Bot.*, **36**, 1240-1248 (1985)